

УДК 57.063.7+575.856

І. В. Загороднюк, І. Г. Ємельянов

Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України

ВИД В ЕКОЛОГІЇ ЯК ПОПУЛЯЦІЙНА СИСТЕМА ТА ЯК КОМПОНЕНТ БІОТИЧНОГО УГРУПОВАННЯ

Вид як популяційна система характеризується механізмами підтримки своєї цілісності шляхом забезпечення панміксії, що, у свою чергу, є основою для формування індивідуальної мінливості та наступності поколінь. Вид як компонент угруповання є носієм поняття еконіша, і його головним завданням стає утримання цієї ніші та максимізація об'єму контрольованих ресурсів. Головні відмінності цих двох проявів виду полягають у системі взаємодії на рівні особин: у межах популяції ці взаємодії спрямовані на репродуктивне об'єднання усіх особин одного виду та їх дисперсію при експлуатації ресурсів. Взаємодії на рівні біотичного угруповання, навпаки, спрямовані на репродуктивну ізоляцію від інших видів та забезпечення різних форм співпраці з ними, що є забезпечує стабілізацію еконіші. Найбільша стабільність при цьому буде спостерігатися у системах, утворених видами з різних надвидів або родів.

Вступ

Поняття «виду» в екології суттєво відрізняється від його поширених тлумачень як класифікаційної категорії та як еволюційної одиниці. В екології, користуючись поняттям «вид», дослідники керуються не поняттями типових екземплярів чи швидкості морфологічних і генетичних перетворень, а поняттями демографічними, ресурсними, факторними тощо [2].

Вид – це динамічна популяційна система, що активно змінюється у просторі і часі [10; 25]. Для тлумачення виду як популяційної системи необхідно зважати на те, що ековид складається із однієї популяції, і, хоча таких популяцій у складі таксономічного виду може бути більше, в кожному угрупованні вид представлений лише однією з них. З іншого боку, в структурі угруповань вид являє собою певний екоморфологічний тип (екотип Туренсона) і визначається через інші види: тут ефективно виявляється концепція «вид-брат» [19; 20; 21]. Порівнянню цих двох підходів до тлумачення поняття «вид» в екології і присвячено цю працю.

Суть логічного конфлікту

Для пояснення виду (зокрема, виду в екології) як сутності запропоновано кілька різних концепцій, у тому числі розпізнавальна [31], згадана концепція «вид-брат» [19], ампліфікаційна концепція [13]. Ці підходи дозволяють поєднати під поняттям «вид» такі різні популяційні групи, як клептони, гібриди, клони і «звичайні» (подібні до нас) панміктичні системи бісексуальних організмів [15]. Всі такі типи

організації популяційних систем суттєво відрізняються за механізмами формування і, отже, за критеріями визначення. Ясно, що походження популяцій не впливає на їх статус окремого виду (статус «видовості») в угрупованні: кожна така популяція підтримує свою генетичну цілісність і виконує певну функцію в екосистемі.

Отже, попри однозначність традиційного таксономічного розуміння виду, біологічний вид дуалістичний: він існує і як популяційна система, і як компонент біотичного угруповання. Як популяція, бо є більшим за просту суму особин і характеризується такими емерджентними властивостями, як народжуваність, смертність, віко-статова структура тощо. З іншого боку, вид – це також і компонент угруповання, бо він виконує певну роль в угрупованні, використовує певні ресурси, вступаючи у взаємовідносини з іншими видами (співпраця, конкуренція), займаючи певну еконішу. Очевидно, що ці дві площини визначення виду в екології відмінні. Розглянемо це докладніше (табл. 1).

Таблиця 1

Тлумачення виду як популяції та виду як компонента біотичного угруповання

Особливість	Вид як популяційна система	Вид як компонент угруповання
Стратегія оптимізації структури	максимізація чисельності та ареалу, мінімізація репродуктивних втрат	максимізація ефективності використання еконіші, збільшення спеціалізації і обсягу контрольованих ресурсів
Характер репродуктивних взаємовідносин	репродуктивний союз, підтримання генетичної цілісності, забезпечення панміксії	забезпечення й охорона генетичної самобутності, репродуктивна ізоляція від інших видів
Характер конкурентних взаємовідносин	зниження внутрішньовидової конкуренції, просторово-екологічна диференціація внутрішньопопуляційних груп	зниження міжвидової конкуренції, диференціація і стабілізація видових еконіш через поділ ресурсів, розвиток міжвидової співпраці ¹
Характер просторових взаємовідносин	максимальна дисперсія генетично ідентичних і близьких форм (у т. ч. молоді, репродуктивних груп тощо)	максимальне компонування в одному просторі генетично найбільш віддалених форм (представників різних родів, тобто різних біоморф)
Динамічний статус	неперервність системи у просторі і часі, що забезпечує спадкоємність та цілісність	зміни статусу присутності (міграції, спокій) залежно від доступності ресурсів і змін лімітуючих факторів
Визначення поняття	через цілісність (генетична єдність всіх особин), через системи підтримання цілісності	через відмінності (визначення через інші види), через системи забезпечення і охорони цілісності

Примітка. ¹ – в розвинених біотичних угрупованнях кожний вид починає виступати і як ресурс і як фактор для інших видів, і абіотична компонента мінімізується [2]. Саме в таких системах починає діяти «принцип щільного пакування» Мак-Артура [30], при якій кожний вид поступається частиною свого ресурсу, чим забезпечується висока різноманітність угруповань, а, отже, і біотичних факторів, що у свою чергу підвищує стійкість угруповання.

Порівняння двох іпостасей виду в екології

Межі виду як популяційної системи неможливо визначити у часі (це неперервна череда поколінь) чи у просторі (принаймні частина версій виду – це гібриди двох популяцій або низка географічних форм невизначеного рангу) [13]. Неможливо знайти і однозначний філогенетичний критерій виду, оскільки на кладограмі критичне значення «виду» як рівня біологічної диференціації не може бути заданим

(найбільш яскравий приклад – з клонами). Залишається екологічне – поза простором і часом – тлумачення, хоча тут також є обмеження: наприклад, різні вікові чи статеві групи можуть займати різні субніші та субареали, залишаючись єдиною репродуктивною системою. З іншого боку, різноманіття репродуктивних систем (панміксія, асортативність, брунькування, клонування) не дозволяють впевнено спиратися на репродуктивний критерій [16]¹, і коло повертається на критерій екологічний.

Практично для кожної системи ознак виду як популяції та як компонента біотичного угруповання можна підібрати аналогічні один одному критерії визначення суті «виду», проте ці критерії відрізняються (табл. 1). Популяційна складова – це, насамперед, забезпечення внутрішнього «я» виду, підтримання його самобутності і цілісності, натомість комунальна складова – це система забезпечення цієї самобутності «місцем під сонцем», система формування і охорони «іміджу» популяції в угрупованні. Очевидно, що ці дві іпостасі різні за змістом і альтернативні за основними проявами (див. табл. 1).

Пояснення морфологічних змін і швидкості еволюції виду завжди шукають у популяційних особливостях, проте добре відомо, що видові особливості і швидкість їх змін визначаються змінами середовища [6; 17], тобто його місцем в угрупованні. Вид як компонент біотичного угруповання – очевидно щось більше за особину й інше за популяцію, а, з іншого боку, він – очевидно щось менше за угруповання й інше від еконіші. Між еконішею, репродуктивною системою, філетичною лінією, типовою серією, біоменом, генетичним пулом, історичною сутністю й іншими конструкціями, що засвідчують «видовість» об'єкту дослідження, існують три спільні знаменники:

- 1) особина як носій морфологічних і анатомічних ознак,
- 2) популяція як носій репродуктивних і демографічних особливостей,
- 3) ековид, або екотип як носій ресурсних функцій в угрупованні.

В усіх трьох випадках звичайно вживають поняття «вид», проте його спеціально уникнуто тут для демонстрації того, що це поняття не тільки неоднозначне (відноситься до трьох різних рівнів ієрархії біосистем [9; 26]), але й надлишкове (бо без нього можна обійтись). Це поняття потрібне, насамперед, нам для класифікування біорізноманіття, тобто *створене нами* як класифікаційна категорія, а не *побачене* у природі [4; 13; 28].

Ніхто не бачив «вид», проте всі продовжують розуміти його як певний екоморфологічний тип, що являє собою цілісну популяційну систему, яка функціонує та репродукується у складі певного біотичного угруповання. Особина – об'єктивна, проте, очевидно, не «вид», вид – суб'єктивний і, зрозуміло, більший за обсягом від групи особин. Особина – суть морфотип, популяція – суть репродукція, вид – суть екобіотип. Звідси: вид – це ампліфікована сутність, тобто не проста сукупність особин, а популяційна система, яку не можна звести до поняття типового екземпляра чи каріотипу, як не можна особину «підняти» до рівня таких понять, як еконіша, мінливість, еволюція [9; 13; 24; 26].

До визначення поняття «вид»

Щоб дати визначення певного поняття, необхідно, принаймні, знати його межі. Вид як система поколінь не має меж (вертикальних) і поняття хроновидів є доволі умовним. Як складова політипного надвиду вид також має нечіткі межі, що порушуються гібридними зонами. Відносно чіткі межі вид має лише в угрупованні: тут межі

¹ Криза біологічної концепції виду пов'язана саме з ізоляційними критеріями [4; 13; 23; 28].

виду окреслені іншими (*не самими родинними з усіх можливих!*) видами, з якими він взаємодіє на всіх рівнях, окрім репродуктивного: поділ ресурсів, протистояння факторам середовища тощо. Отже, відносно чітке визначення виду можливе лише в межах біотичного угруповання, при визначенні одного виду через інші [13; 20; 32].

Тут необхідно зауважити наступне. Традиційний «таксономічний вид» складається з однієї або кількох популяцій. Кожна така популяція не має чітких меж від інших популяцій цього виду як у просторі, так і часі. В угрупованні, тобто у композиції із різновидових популяцій вид детермінований саме суміжними видами і своєю еконішею, тобто відношеннями з іншими видами та середовищем. Популяцію формує взаємодія особин, вид – результат взаємодії різних популяцій в одному угрупованні. Тобто *вид не є еквівалентом популяції (!)*, хоч при аналізі угруповань ці два поняття збігаються за обсягом. Популяція – це система поколінь і клас особин, генетичні відстані між якими не більші, ніж кожної з них від спільного пращура. Натомість, вид в угрупованні – це екобіотип, біологічний «зміст» конкретної еконіші. Формування виду не може детермінуватись якимось одним способом видоутворення, і суть останнього може полягати у входженні популяції у склад нового для неї угруповання більше, ніж у набутті нових мутацій [14].

Отже, вид об'єктивно може бути визначений лише через інші види, з якими він взаємодіє. Ці види звичайно є доволі віддаленими (у систематичному плані), якщо вони взаємодіють на рівні поділу ресурсів в одному просторі, і дуже близькими, якщо між ними існує конкуренція за ресурси, що і визначає їх просторово-часову диференціацію. Особливий інтерес становлять види, у яких внутрішньопопуляційна конкуренція за користування ресурсами послаблюється шляхом еколого-морфологічної чи просторово-часової диференціації вікових стадій, статей, окремих поколінь, біотипів, соціальних груп тощо. Прикладів цьому безліч. В окремих випадках фактичні відмінності та ізоляція між ними значно більші, ніж між загальновідомими суміжними хроно- чи аловидами [13; 19].

Врешті, необхідно зазначити, що характер репродукції виду, його цитогенетичний статус та інші розроблені на вищих багатоклітинних формах критерії виду такими не повинні бути, оскільки багатоманітність відомих типів організації популяційних систем («типів виду») у біоті значно перевищує будь-яку наукову фантазію. Гібридні форми, клептони, клони, алотетраплоїди, квазивида тощо [3; 27; 29] – не стільки «напіввидові» чи «паравидові» поняття, скільки прояви різноманіття типів виду як одного і того ж компонента біотичного угруповання. Іншими словами, з точки зору інших членів угруповання, через які власне вид і визначається, для досягнення стану «видовості» не мають значення ні походження, ні репродуктивна стратегія.

Тут варто зазначити ще одну особливість у розумінні виду як компонента угруповання, а саме класифікаційну складову поняття «вид». Численні вправи систематиків у ревізії політипних груп за останні десятиліття, підсилені новими можливостями виявлення генетичної неоднорідності біологічних зразків, призвели до суттєвого збільшення числа видів з різних груп тварин, зокрема, й у здавалося б добре дослідженій фауні хребетних України [12; 15]. Між тим, варто підкреслити, що виявлення нових видів за рахунок аналізу складових одного багатовидового угруповання – тобто класичних симпатричних видів-двійників – явище надзвичайно рідкісне [5; 11; 12].

Абсолютна більшість новин у галузі систематики на видовому рівні визначається успіхами у обґрунтуванні видової самостійності до того відомих підвидів та географічних рас [18; 23], що ніяк не змінює погляди на складність і структуру локальних біотичних угруповань. У більшості випадків вид в угрупованні як був, так і

залишається видом, і в кращому разі досліднику треба лише внести корективи у назви таксонів. Аналіз темпів збільшення списків регіональної фауни і темпів зміни списків локальних угруповань незаперечно засвідчує те, що приріст числа визнаних видів ніяк не змінює поглядів на оцінку складності угруповань [8]. Окрім усього іншого, пов'язано це навіть не стільки зі стабільністю статусу виду в угрупованні, скільки з тим, що у склад одного угруповання звичайно входять види різних родів чи підродів¹, що є предметом окремого аналізу.

Отже, проведений аналіз незаперечно засвідчує, що вид дуалістичний. Він і система поколінь, і компонент угруповання, і ці дві площини сходяться лише в одній точці – в особині [7; 26], що дотепер визначає надзвичайну життєздатність застарілої і вкрай суперечної морфологічної концепції виду [1; 22]. Врешті, варто нагадати раніше сформульовану нами тезу [13]: визначаючи «вид» через інші види, враховуючи його відносну дискретність у просторі і очевидну неперервність у часі, з позицій екології можна говорити, що *види як дискретності існують*: явно у описах (безвимірні види систематиків), очевидно в угрупованнях (одновимірні види), проблематично у просторі (аловидові серії та квазівиди), сумнівно у часі (фратрії, філони).

Бібліографічні посилання

1. Алтухов Ю. П. Вид и видообразование // Соросовский образовательный журнал. – 1997. – № 4. – С. 2–10.
2. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. – Москва: Мир, 1989. – Том 2. – 477 с.
3. Боркин Л. Я., Даревский И. С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журнал общей биологии. – Москва, 1980. – Том 41, № 4. – С. 485–506.
4. Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. – Москва: Прогресс–Традиция, 1999. – 640 с.
5. Гиляров А. М. Виды сосуществуют в одной экологической нише // Природа. – 2002. – № 11. – С. 71–74.
6. Грант В. Расы и виды // Грант В. Эволюция организмов. – Москва: Мир, 1980. – С. 162–182.
7. Емельянов И. Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. – Киев, 1999. – 168 с.
8. Емельянов И. Г., Загороднюк И. В., Хоменко В. Н. Таксономическая структура и сложность биотических сообществ // Экология та ноосферологія. – 1999. – Том 8, № 4. – С. 6–18.
9. Емельянов И. Г., Шеляг-Сосонко Ю. Р. Уровни биологического разнообразия и стратегия их сохранения // Збереження біорізноманітності в Україні. – К.: Егем, 1997. – С. 32–33.
10. Завадский К. М. Вид и видообразование. – Ленинград: Наука, 1968. – 404 с.
11. Загороднюк И. В. Политипические Arvicolidae Восточной Европы: таксономия, распространение, диагностика. – Киев, 1991. – 64 с. – (Ин-т зоол. АН Укр. / Препринт N 10.91).
12. Загороднюк И. В. Політипні види: концепція та представленість у теріофауні Східної Європи // Доповіді НАН України. – 1998. – N 7. – С. 171–178.
13. Загороднюк И. В. Вид в біології як неперервна система // Феномен співіснування двох парадигм: креаціонізму та еволюційного вчення. – Київ: НВП Вирій, 2001. – С. 153–181.
14. Загороднюк И. В. Інвазія як шлях видоутворення // Доповіді НАН України. – 2003. – N 10. – С. 187–194.
15. Загороднюк И. В. Види нижчих тетрапод України: у природі та на папері // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2003. – Випуск 33. – С. 80–90.
16. Комаров В. Л. Учение о виде у растений. – Москва: Изд-во АН СССР, 1940. – 212 с.

¹ Вид є формою існування роду [24] так само, як сам вид існує у формі популяцій.

17. **Кэрролл Р.** Эволюция // Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных. – Перевод с английского. – Москва: Мир, 1993. – Том 3. – С. 141–168.
18. **Майр Э.** Популяции, виды и эволюция. – Москва: Мир, 1974. – 460 с.
19. **Майр Э.** Зоологический вид и эволюция. – Москва: Мир, 1968. – 598 с.
20. **Мина М. В.** Виды и внутривидовые подразделения у рыб // Мина М. В. Микроэволюция рыб. Эволюционные аспекты фенетического разнообразия / Под ред. А. В. Яблокова. – Москва: Наука, 1986. – С. 26–58.
21. **Одум Ю.** Основы экологии. – Москва: Мир, 1975. – 742 с.
22. **Павлинов И. Я.** Слово о современной систематике // Современная систематика: методологические аспекты. – Москва: Изд-во Московского ун-та, 1996. – С. 7–54.
23. **Панов Е. Н.** Граница вида и гибридизация у птиц // Гибридизация и проблема вида у позвоночных. – Москва: Изд-во Московского ун-та, 1993. – С. 53–95.
24. **Протасов А. А.** Биоразнообразие и концептуальная диверсиконология. – Киев, 2002. – 105 с.
25. **Синская Е. Н.** Динамика вида. – Москва, Ленинград: Сельхозгиз, 1948. – 536 с.
26. **Шеляг-Сосонко Ю. Р., Емельянов И. Г.** Экологические аспекты концепции биоразнообразия // Экология та ноосферология. – 1997. – Том 3, № 1–2. – С. 131–140.
27. **Dubois A.** Nomenclature of parthenogenetic, gynogenetic and “hybridogenetic” vertebrate taxons: new proposals // Alytes. – 1990. – Vol. 8. – P. 61–74.
28. **Gollmann G.** Species concepts: a contrast of viewpoints // Amphibia–Reptilia. – 1996. – Vol. 17. – P. 295–301.
29. **Haffer J.** Superspecies and species limits in vertebrates // Z. zool. Syst. Evol.-forsch. – 1986. – Vol. 24. – S. 169–190.
30. **MacArthur R.** Fluctuations of animal populations, and measure of community stability // Ecology. – 1955. – Vol. 36, N 3. – P. 533–536.
31. **Paterson H. E. H.** The recognition concept of species // Vrba E. S. (ed.). Species and speciation. – Pretoria: The Transvaal Museum, 1985. – P. 21–29. – (Transvaal Mus. Monogr., N 4).
32. **Van Valen L.** Ecological species, multispecies, and oaks // Taxon. – 1976. – Vol. 25. – P. 233–239.

Надійшла до редколегії 5.04.03

Вид в экологии как популяционная система и как компонент биотического сообщества

И. В. Загороднюк, И. Г. Емельянов

Вид как популяционная система характеризуется механизмами поддержания своей целостности путем обеспечения панмиксии, что, в свою очередь, является основой формирования индивидуальной изменчивости и преемственности в поколениях. Вид как компонент сообщества является носителем понятия экониша, и его главной задачей становится удержание этой ниши и максимизация объема контролируемых им ресурсов. Главные отличия этих двух проявлений вида состоят в системе взаимодействия на уровне особей: в пределах популяции эти взаимодействия направлены на репродуктивное сотрудничество всех особей одного вида и их дисперсию при эксплуатации ресурсов. Взаимодействия на уровне биотического сообщества, напротив, направлены на репродуктивную изоляцию от других видов и обеспечение различных форм сотрудничества с ними, что и обеспечивает стабилизацию экониши. Наибольшая стабильность при этом будет наблюдаться в сообществах, образованных видами из разных надвидов или родов.